



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 3 (2004) 1–8



General Palaeontology

Morphological variation of *Palmatolepis* Devonian conodonts: species versus genus

Catherine Girard *, Sabrina Renaud, Aurélie Sérayet

PaléoEnvironnements et PaléobioSphère, UMR 5125 CNRS UCB Lyon 1, Campus de la Doua, 69622 Villeurbanne cedex, France

Received 9 May 2003; accepted 9 September 2003

Presented by Philippe Taquet

Abstract

In extinct animals such as conodonts, the concept of species cannot be biologically tested and therefore suffers from uncertainty. Yet, a prerequisite to paleobiological interpretation is to determine the relevant scale for investigating patterns of size and shape variability. Such patterns have been analysed for the conodont *Palmatolepis* Pa-elements based on two different approaches which are compared. A previous study considered separately the species recognised within *Palmatolepis*. A drawback of this approach is to ignore the large number of indeterminate specimens. We propose here to analyse together all the *Palmatolepis* Pa-elements. The results of both methods are comparable, but the 'generic' approach seems more efficient in displaying fine-scale shape variations. This discrepancy may be due to the fact that the generic approach, taking all specimens into account, allows for analysing allometric relationships. Hence, paleobiological processes involved in the morphological variability can be addressed. **To cite this article:** C. Girard et al., *C. R. Palevol* 3 (2003).

© 2003 Elsevier SAS. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Résumé

Variation morphologique du conodonte dévonien *Palmatolepis* : espèces ou genre ? Chez des organismes éteints comme les conodontes, le concept d'espèce souffre d'incertitude, puisqu'il ne peut être testé dans l'Actuel. Un prérequis pour une interprétation valide des variations de taille et de forme des conodontes est de déterminer une échelle adéquate pour l'étude de tels paramètres. Deux approches sont donc comparées pour l'étude de la variabilité morphologique des éléments Pa du genre Dévonien de conodontes *Palmatolepis*. Une étude précédente avait considéré uniquement les éléments attribués à des espèces décrites, mais cette approche présente l'inconvénient de ne pas prendre en compte le nombre important de spécimens indéterminés. Nous proposons ici d'analyser ensemble tous les éléments Pa du genre. Les résultats de cette approche « générique » développée ici sont proches de ceux obtenus par espèces, mais montrent plusieurs avantages, notamment de permettre une meilleure compréhension des processus paléobiologiques liés à la différenciation morphologique, grâce à l'étude des relations allométriques. **Pour citer cet article :** C. Girard et al., *C. R. Palevol* 3 (2003).

© 2003 Elsevier SAS. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

* Corresponding author.

E-mail address: catherine.girard@univ-lyon1.fr (C. Girard).

Keywords: Shape; Size; Fourier analysis; Kellwasser crisis; Upper Devonian; Conodont; *Palmatolepis*

Mots clés : Forme ; Taille ; Analyse de Fourier ; Crise Kellwasser ; Dévonien supérieur ; Conodonte ; *Palmatolepis*

Version française abrégée

Introduction

Le Dévonien supérieur est marqué par une crise biotique majeure à la limite Frasnien/Famennien (F/F), la crise Kellwasser. Les conodontes sont de bons marqueurs pour suivre la réponse biotique à cette perturbation, puisque ce sont des organismes abondants à cette époque, et montrant une évolution rapide qui en fait de bons marqueurs stratigraphiques. L'animal conodonte possédait un appareil masticateur complexe, composé de divers éléments de formes et fonctions différentes. Seuls ces éléments composés de phosphate et donc résistants sont généralement conservés, les parties molles de l'animal n'étant que très rarement fossilisées. L'évolution d'un genre d'animal, tel que *Palmatolepis*, peut être suivie en se basant sur un élément particulier, un des éléments plate-forme (Pa), car il est un des mieux préservés et un des plus variables [10].

Renaud et Girard [5] ont précédemment étudié la variabilité morphologique du genre *Palmatolepis*, en analysant le contour des éléments Pa par espèces. En effet, plusieurs espèces sont reconnues au sein du genre. Elles ont montré des tendances synchrones et parallèles au sein du Frasnien, et un saut morphologique majeur correspondant au renouvellement faunique à la limite F/F. Cette approche avait paru prometteuse, mais souffrait de l'incertitude concernant le concept d'espèce chez les conodontes.

En effet, lors du tri des éléments Pa d'un échantillon donné, de nombreux spécimens (jusqu'à 90%) restent indéterminés ou posent des problèmes d'assignation spécifique, et ce quels que soient les auteurs [1,6,8].

Une alternative est de considérer ensemble tous les éléments Pa d'un genre donné, puisque ce niveau taxonomique apparaît comme défini de manière plus robuste chez les conodontes. Les éléments d'un même genre ont en commun des critères morphologiques permettant l'identification de 100% des spécimens, et suggérant une parenté phylogénétique et / ou fonctionnelle. Une telle approche, regroupant tous les spécimens de différentes espèces, s'est montrée efficace pour décrire la réponse du groupe des foraminifères

planctoniques aux fluctuations climatiques quaternaires [7]. Cette approche est testée ici pour la coupe stratotype de Coumiac (carrière supérieure), pour laquelle la variabilité morphologique des éléments Pa de *Palmatolepis* a déjà été étudiée en considérant les différentes espèces indépendamment [5], permettant ainsi une comparaison des deux méthodes.

Matériel et méthodes

Tous les échantillons de roche ont été dissous dans l'acide formique (10%) et rincés à travers deux tamis. Tous les conodontes de la fraction entre 100 μm et 1 mm ont été triés. Certains échantillons avaient déjà été analysés pour les espèces [5]. Les spécimens indéterminés ont été ajoutés. D'autres échantillons ont été complètement (ré-)échantillonnés et analysés en accord avec l'approche « générique » (Tableau 1).

D'après la méthode développée dans Renaud et Girard [5], le contour de chaque élément Pa a été digitalisé au moyen d'un analyseur d'image, et 64 points à égale distance le long du contour ont été échantillonnés. Le point de départ est situé au sommet de l'élément. 64 rayons ont été calculés, correspondant à la distance de chacun des points au centre de gravité du contour. Cet ensemble de rayons est alors analysé en série de Fourier. Le contour est donc décrit par l'ensemble des coefficients de Fourier ainsi obtenus. Le coefficient de l'harmonique zéro, A_0 , est proportionnel à la taille et sert à standardiser tous les autres coefficients, afin d'obtenir l'information de forme seule. La série de Fourier est tronquée à l'harmonique douze, afin de filtrer l'erreur de mesure [4].

Les coefficients de Fourier sont étudiés au moyen d'analyses multivariées. Une analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée pour étudier la variabilité globale d'un niveau, sans groupement a priori. Les variations temporelles ont été analysées au moyen d'une analyse de variance multivariée (MANOVA), les groupes correspondant aux niveaux stratigraphiques. Un test de différence inter-groupe est fourni (Wilk's Lambda) ainsi que des fonctions canoniques, qui permettent de visualiser les différences morphologiques majeures sur quelques axes synthétiques.

Résultats et discussion

Le niveau UQ27 a été choisi afin d'étudier la structure de la variabilité morphologique au sein des éléments Pa de *Palmatolepis*, car il est le plus diversifié d'un point de vue spécifique (quatre espèces présentes) et il comprend également de nombreux indéterminés. Les spécimens ont été représentés sur les deux premiers axes de l'ACP (PC1 : 22% de variance, PC2 : 16%), avec des symboles correspondant à leur détermination. Bien que significativement différents (MANOVA : $P = 0,05$), les espèces ne sont pas clairement séparées sur les axes de l'ACP (Fig. 1A). L'ensemble des spécimens indéterminés se superpose partiellement aux espèces décrites, principalement *Palmatolepis rotunda*. Les autres espèces sont plus extrêmes sur PC1. Ceci résulte d'une relation allométrique (PC1 vs. A0 : $P < 0,001$), les spécimens les plus extrêmes du point de vue de la forme étant également les plus grands, et les plus facilement identifiables spécifiquement (Fig. 1B).

En considérant la séquence temporelle complète, la taille montre dans tous les niveaux une distribution non normale, fortement dissymétrique vers les grandes tailles (Fig. 2). La taille minimale n'a pas de valeur biologique, car elle correspond à la taille du tamis. Le graphe confirme que seuls les plus grands spécimens sont déterminés; cependant, le seuil de taille entre déterminés et indéterminés varie entre le Frasnien et le Famennien. Durant celui-ci, les spécimens sont moins abondants et les espèces décrites moins nombreuses, permettant une identification plus facile, même des petits éléments Pa.

Les tendances temporelles de taille sont néanmoins les mêmes au niveau du genre, que celles identifiées sur les espèces [5], notamment des tailles plus grandes entre les deux événements anoxiques constituant la crise Kellwasser. Cette augmentation de taille ne correspond pas pour le genre à une différence de moyenne de taille (LKW + FAM vs. UKW : $P = 0,244$), mais à une augmentation des tailles maximales atteintes (taille maximum : $P = 0,003$; 95-percentile : $P = 0,001$).

Les différences temporelles de forme sont également significatives ($P < 0,001$). Sur le premier axe canonique (CA1 : 63,4%), le signal majeur correspond au renouvellement faunique à la limite F/F (Fig. 3). Des effets de plus faible ampleur apparaissent sur CA2 (15,5%), comme l'opposition des échantillons frasnien les plus anciens aux plus récents.

Les processus impliqués dans la différenciation morphologique sont différents selon l'échelle. Les variations sur CA1 ne sont pas dues à des effets allométriques (CA1 vs. A0 : $P = 0,566$), alors qu'une liaison taille-forme existe sur CA2 ($P < 0,001$). La variation majeure du F/F est donc découplée de la variabilité intra-niveau, puisque sur CA1 la distribution de chaque niveau apparaît monomodale, et superposant les spécimens des différentes espèces et les indéterminés (Fig. 4).

Des résultats comparables avaient été trouvés en étudiant les espèces [5], mais la variabilité intra-Frasnien apparaît beaucoup plus clairement en analysant le genre. De plus, cette approche permet une analyse directe des relations allométriques. Elle permet donc d'avoir une indication des processus paléobiologiques impliqués dans la différenciation morphologique.

Conclusion

L'étude au niveau générique de la variabilité morphologique des éléments Pa de *Palmatolepis* apparaît prometteuse. Elle permet d'avancer de meilleures interprétations paléobiologiques, car tous les spécimens sont pris en compte; les effets allométriques peuvent notamment être étudiés. De plus, les résultats sont plus robustes d'un point de vue statistique, car les effectifs par groupes (niveaux stratigraphiques) sont meilleurs que lorsque seuls les spécimens déterminés sont pris en compte, et séparés par espèces. Les patrons et processus de variabilité à fine échelle devraient donc pouvoir être mieux abordés en utilisant cette approche « générique ».

1. Introduction

The Devonian period is punctuated by successive anoxic events of various impact on the biosphere. Among them, the Kellwasser crisis, at the Frasnian/Famennian (F/F) boundary (Upper Devonian), is known to be one of the seven most important extinction events in the Earth's history [9].

Conodonts are, at this time, abundant, well known and characterised by a rapid evolution [10], making them widely used for stratigraphical purposes. They are therefore appropriate for studying fine-scale response of organisms to abiotic perturbations characteristic of this period. The conodonts as living animals

were characterised by a complex feeding apparatus, including elements involved in different functions according to their shape and position within the apparatus [3]. Only these phosphatic elements are resistant enough to be abundantly preserved in the fossil record. The evolution of the *Palmatolepis* animal can be traced on focusing on one characteristic element, e.g. the Pa-platform (Pa) element. This part of the feeding apparatus is the best preserved element and the most variable [10] and therefore, the most appropriate as a proxy for the study of the animal *Palmatolepis*.

A previous study by Renaud and Girard [5] analysed the morphological variability of the genus *Palmatolepis*, based on the outline of the Pa-element. Different species are recognised within this genus, with a complete turnover at the F/F boundary. The species have been shown to display synchronous and parallel morphological trends through the Frasnian period, and the faunal turnover corresponds to a major morphological shift [5]. This approach therefore appeared promising, but suffered from the uncertainty of applying the concept of species to conodont elements. In the absence of a living analogue, the concept of species cannot be biologically supported, and a concept of species prevails where species description are based on large, characteristic elements without estimating the intra-specific variation.

1.1. Indeterminate specimens within a set of conodont elements

Several species are recognised among Pa-elements of the genus *Palmatolepis*. However, these species do not take into account the whole variability of the *Palmatolepis* Pa-elements, and an important proportion of the specimens found in a given rock sample remains indeterminate. This proportion of indeterminate specimens can attain more than 90% of a Frasnian sample [1], although this feature is often obliterated in the literature by omitting the percentage of indeterminate specimens, or arbitrarily pooling them with one species [6]. Another treatment of the problem, when recognising the occurrence of intermediate forms between related species, is to allot 50% of these indeterminate, intermediate forms to either connected species [8]. Applying such a concept of species is not a problem for stratigraphic purposes, where the important point is to recognise index forms (species), but it constitutes a major drawback for paleobiological studies.

1.2. Analysing the whole genus?

An alternative to considering the variations of the separate species is to consider all the specimens belonging to the genus together. Among the Pa-elements of a sample, the different genera are characterised by obvious morphological differences allowing the identification of 100% of the specimens at this taxonomic level. The morphological characteristics of a genus suggest that the specimens were closely phylogenetically related, and/or shared a common function. This suggests that considering the genus instead of the ‘species’ is a more robust approach from a paleobiological point of view, and might correspond to considering a guild of animals closely related. Such an approach, pooling specimens of different species for paleobiological studies, has recently been proven efficient to decipher the response of planktic foraminifers to Quaternary climate change [7].

This approach also presents a practical advantage. Absolute abundances of conodonts vary dramatically through time (Table 1). Consequently, the number of specimens available per species per level is sometimes very reduced (Table 1), hindering any robust statistical analyses. Considering all the Pa-elements of a genus greatly increases the sample size and allows for more robust analyses.

We therefore argue that analysing the variability at the genus level may be a paleobiologically relevant approach for analysing processes such as evolution, response to environmental variations, and migrations. This approach is tested in the present study on the stratotype section (Coumiac Upper Quarry). The morphological variability of the *Palmatolepis* Pa-elements was already investigated in this section, considering the different species separately [5], thus allowing for a comparison of both approaches.

2. Material and methods

2.1. Materials

All the rock-samples have been dissolved in formic acid (10%) and the samples have been washed through a 100 μm and 1 mm sieve. The fraction retained by the 100 μm sieve was picked for all conodont elements.

Table 1

Levels studied at Coumiac Upper Quarry (UQ), stratigraphic stage (Stage: FR: Frasnian; FAM: Famennian), anoxic events (Event: LKW: Lower Kellwasser; UKW: Upper Kellwasser). Number of specimens classified in each level as indeterminate (indet.) and per species (*praetr.*: *praetriangularis*; *triang.*: *triangularis*). Numbers in italics: indeterminate added to levels already studied [5]

Niveaux étudiés à Coumiac UQ, étage stratigraphique (FR: Frasnien; FAM: Famennien), épisodes anoxiques (LKW: Kellwasser inférieur, UKW: Kellwasser supérieur). Nombre de spécimens rangés dans chaque niveau comme indéterminé (indet.) ou par espèces (*praetr.*: *praetriangularis*; *triang.*: *triangularis*). Nombres en italique: indéterminés ajoutés aux niveaux analysés dans une précédente étude [5]

Levels	Stage	Event	indet.	<i>subrecta</i>	<i>rotunda</i>	<i>gigas</i>	<i>rhenana</i>	<i>praetr.</i>	<i>triang.</i>	<i>clarki</i>
UQ32C	FAM		9					20	13	3
UQ32B	FAM		<i>21</i>					16	8	
UQ32A2	FAM		<i>13</i>					14	5	
UQ32A1	FAM		3					11	5	
UQ31G2	FR	UKW	58							
UQ31G1	FR	UKW	68							
UQ31F	FR		94							
UQ30	FR		469							
UQ29B	FR		350							
UQ28	FR		263							
UQ27	FR		<i>135</i>	16	10	3	6			
UQ26	FR		235							
UQ25	FR		32	5	1					
UQ24A	FR	LKW	<i>31</i>	6						
UQ23	FR		18							

Some samples were previously analysed per species [5]. Indeterminate specimens picked in these levels have been pooled with previously determined elements. Other samples have been completely (re-)sampled and analysed according to the ‘genus’ approach (Table 1).

2.2. Method

Conodonts having a bilateral symmetry, both right and left *Palmatolepis* Pa-elements are found in a population. Following the method developed by Renaud and Girard [5], left elements were subjected to an horizontal mirror transformation and measured as right elements, in order to take both right and left elements into account in the morphometrical analysis. The asymmetry between right and left elements has been shown to be negligible. The two-dimensional outline of each conodont was automatically digitised using an image analyser. For each conodont, x - and y -coordinates of 64 points were sampled at equally spaced intervals along the outline. The starting point was defined at the top of the conodont (tip of the carina). From the coordinates, 64 radii were calculated corresponding to the distance of each point to the centre of gravity of the conodont outline. A Fourier transform was then applied to this set of 64 radii. The

outline is thus expressed as a sum of trigonometric functions of decreasing wavelength (harmonics), weighted by two Fourier coefficients. The zeroth harmonic, A_0 , is proportional to the size of each conodont element and was used to standardise all the Fourier coefficients, in order to retain shape information only. A characteristic of the Fourier harmonics is that the higher the rank of the harmonic, the more details of the outline are described. The Fourier coefficients have been retained up to the twelfth harmonic for the genus *Palmatolepis* in order to filter the measurement noise as it is expected to increase with the harmonic rank [4].

The set of Fourier coefficients has been analysed within a level using a principal component analysis (PCA) for studying the global variability without applying an a priori grouping hypothesis. Variations through time have been investigated thereafter using a multivariate analysis of variance (MANOVA). It evaluates the importance of the among-group differentiation relatively to within-group variations, groups being here the different stratigraphic levels. A test of significance for among-group differences (Wilk’s Lambda test) is provided. Associated with the MANOVA, canonical functions are estimated. They allow the visualisation of the major morphological differences on a few synthetic canonical axes.

3. Results and discussion

3.1. Morphological variability within a level

The level UQ27 has been chosen to investigate the structure of the morphological variability among *Palmatolepis* Pa-elements because it presents the highest specific diversity (four species present) and also includes numerous indeterminate *Palmatolepis* Pa-elements. A PCA has been used to display this variability without a priori grouping on a few synthetic axes, i.e. PC1 (22% of variance) and PC2 (16%) (Fig. 1A).

Although significantly different using a MANOVA ($P = 0.05$), the species are not obviously segregated on the axes of the PCA. The set of indeterminate specimens is partially superimposed to the range of the species, mostly *Palmatolepis rotunda*. *Palmatolepis rhenana*, *P. subrecta* and *P. gigas* appear to have more extreme shapes on PC1 than indeterminate specimens. This can be due to an allometric relationship (PC1 vs. A_0 ; $N = 170$, $R = 0.617$, $P < 0.001$). Specimens with an extreme shape are also the largest ones, and the most easily assigned to a given species (Fig. 1B). This effect may be due to the mode of growth of the conodont elements, by successive adjunction of layers (lamellae). The shape of an element is formed by localised anisometric growth and individual lamellae are thicker in direction of prevalent growth and thinner in the areas between. Since the thickness of a lamella is not homogeneous but varies according to preferential growth axes, morphological differences likely increase with size [2].

3.2. Analysis of the temporal sequence

3.2.1. Size variations

Size displays non-normal distributions being highly skewed toward larger sizes (Fig. 2). The minimum size is given by the sieve mesh, and hence has no biological significance. The plot confirms the size effect on the identification of the specimens, but shows temporal variations in this bias. The threshold between indeterminate and determinate specimens is different between the Frasnian and the Famennian, because this latter period is characterised by fewer specimens and less species, allowing an easiest identification, even of small specimens.

Nevertheless, the size variations of the genus are quite similar to the trends observed on the species

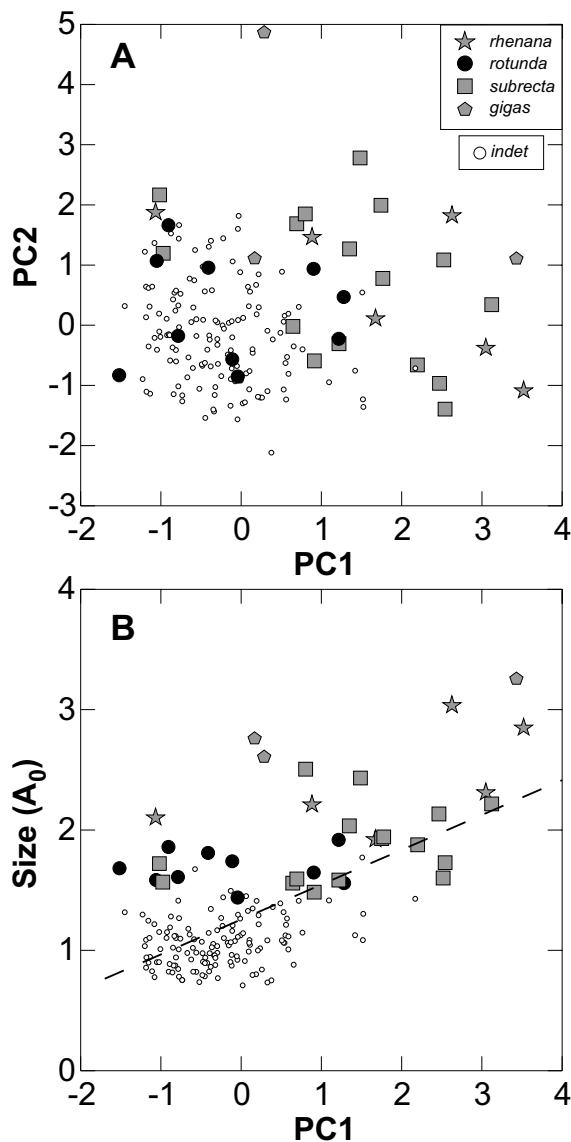


Fig. 1. Morphological variability within the level UQ27. (A) Shape variability, represented on the first two axes of a PCA on Fourier coefficients. (B) Shape, estimated by scores of the specimens on PC1, vs. size variability, estimated by A_0 . Dotted line: linear regression of A_0 vs. PC1.

Fig. 1. Variabilité morphologique dans le niveau UQ27. (A) Variabilité de forme représentée par les deux premiers axes de l'ACP sur les coefficients de Fourier. (B) Forme, estimée par les scores des spécimens sur PC1, en fonction de la taille, estimée par A_0 . Ligne pointillée: régression linéaire de A_0 en fonction de PC1.

level, and corresponding to larger sizes before the Upper Kellwasser event [5]. The size increase corresponds to an increase in the skewedness of the distri-

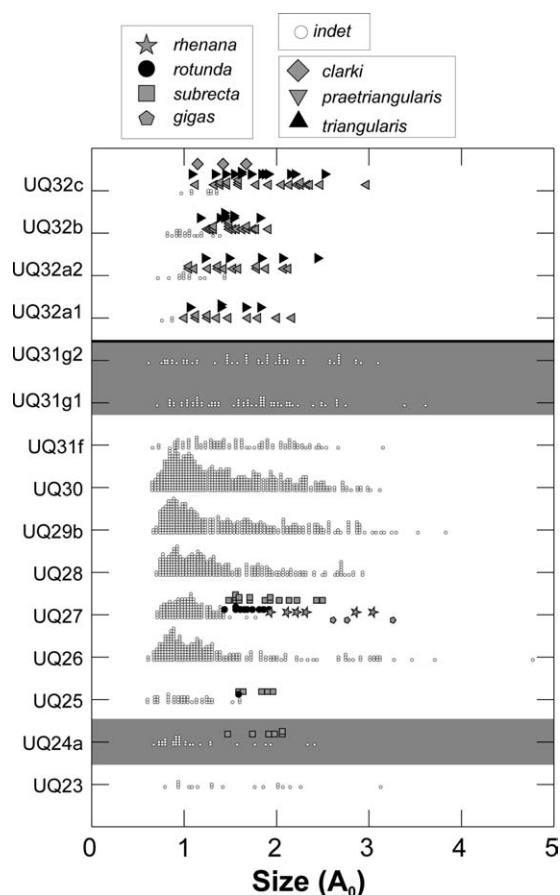


Fig. 2. Size variation through time at Coumiac UQ. Each point represents one specimen. Size is estimated by the zeroth harmonic (A_0) of the Fourier analysis of the Pa-element outline. In grey, the anoxic events.

Fig. 2. Variation de taille à travers le temps à Coumiac UQ. Chaque point représente un spécimen. La taille est estimée par l'harmonique zéro (A_0) de l'analyse de Fourier du contour de l'élément Pa. En gris les événements anoxiques.

bution. No effect on mean size is therefore observed (LKW + FAM vs. UKW: mean size $P = 0.244$), but differences in the largest size attained can be recognised (maximum size $P = 0.003$; 95-percentile $P = 0.001$).

3.2.2. Shape differentiation

Significant shape differences are observed through time (MANOVA, $P < 0.001$). The first two canonical axes, i.e. CA1 (63.4%) and CA2 (15.5%), display most of this morphological variation. The major signal on CA1 is an obvious consequence of the faunal turnover at the F/F boundary (Fig. 3). Secondary effects appear

on CA2, such as the opposition of the youngest (UQ23–UQ28) and latest Frasnian (UQ29–UQ31G2) samples considered here.

The processes involved in the morphological differentiation can vary. Variations on CA1 are not due to allometric effects (group means $N = 15$, $R = 0.127$, $P = 0.652$, all specimens $N = 1951$, $R = 0.013$, $P = 0.566$), whereas a significant size-shape relationship is observed on CA2 ($N = 15$, $R = 0.853$, $P < 0.001$; $N = 1951$, $R = 0.401$, $P < 0.001$). The intra-Frasnian variability might therefore be related to variations in size and life-history traits.

The major pattern of temporal shape variation can be better visualised by plotting the scores of all specimens on CA1 (Fig. 4). It emphasises an uncoupling of the shift at F/F boundary and the intra-level variability. The shape distribution per level appears as monomodal with a superimposition of the indeterminate specimens and the different species. The factors underlying the variability within a level are related to size and species differences. They appear not to be involved in the large-scale morphological variations.

Comparable results were found on the separate species [5], although the variation during the Frasnian ap-

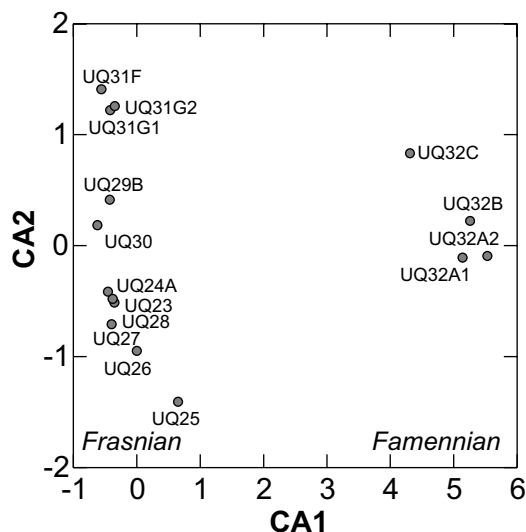


Fig. 3. Shape variation of *Palmatolepis*, represented as mean scores of each level on the first two axes of a canonical analysis on Fourier coefficients, grouped according to the stratigraphic levels.

Fig. 3. Variation de forme de *Palmatolepis*, représentée par les scores moyens de chaque niveau sur les deux premiers axes de l'analyse canonique sur les coefficients de Fourier, regroupés d'après les niveaux stratigraphiques.

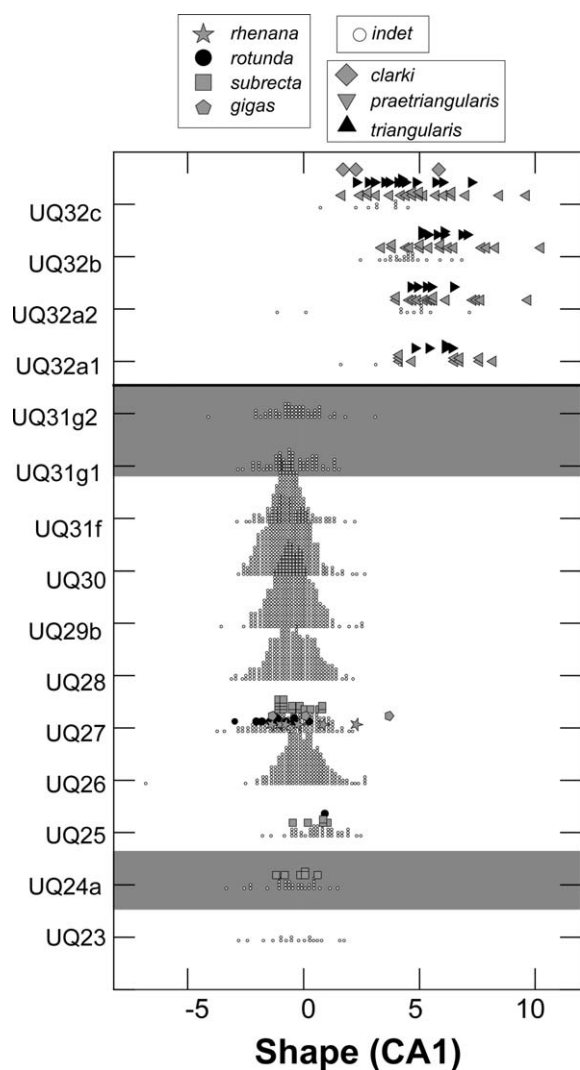


Fig. 4. Shape variation through time at Coumiac UQ. Each point represents one specimen. Shape is estimated by the coordinate of each specimen on CA1.

Fig. 4. Variation de forme à travers le temps à Coumiac UQ. Chaque point représente un spécimen. La forme est estimée par la coordonnée de chaque spécimen sur CA1.

pears more clearly when analysing the genus. This approach also allows for a direct analysis of the allometric relationships, which may be a hint for paleobiological processes involved in the morphological differentiation.

4. Conclusion

Considering the morphological variability of *Palma-tolepis* Pa-elements at the level of the genus instead of

the species appears to be promising. Paleobiological interpretations are better supported because all specimens are taken into account; processes such as allometric relationship can therefore be addressed. The results are also more robust statistically because more specimens are available. Fine-scale variability should be explored more conclusively with this 'genus' approach.

Acknowledgements

This paper benefited from the constructive reviews of B. Lefèbvre and D.N. Schmidt. This study has been supported by the programs IFB, GDR 2474, and Rhône-Alpes Emergence.

References

- [1] J. Morrow, Shelf-to-basin lithofacies and conodont paleoecology across Frasnian-Famennian (F-F, mid-Late Devonian) boundary, Central Great Basin (Western U.S.A.), *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 219 (2000) 1–57.
- [2] K.J. Müller, Micromorphology of elements: internal structure, in: R.C. Moore, R.A. Robinson (Eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W, Miscellaneous*, 1981, pp. W20–W41, suppl. 2, Conodonta.
- [3] M.A. Purnell, P.H. von Bitter, Blade-shaped conodont elements functioned as teeth, *Nature* 359 (1992) 629–631.
- [4] S. Renaud, Size and shape variability in relation to species differences and climatic gradients in the African rodent *Oenomys*, *J. Biogeogr.* 26 (1999) 857–865.
- [5] S. Renaud, C. Girard, Strategies of survival to extreme environmental perturbations: evolution of conodonts in response to the Kellwasser crisis (Upper Devonian), *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 146 (1999) 19–32.
- [6] C.A. Sandberg, W. Ziegler, R. Dreesen, J.L. Butler, Late Frasnian mass extinction: conodont event stratigraphy, global changes, and possible causes, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 102 (1988) 263–307.
- [7] D. N. Schmidt, S. Renaud, J. Bollmann, Reaction of planktic foraminiferal size to Late Quaternary climate change, *Paleoceanography* 18 (2) (2003) 1039.
- [8] I. Schülke, Conodont community structure around the 'Kellwasser mass extinction event' (Frasnian/Famennian boundary interval), *Senckenb. Lethaea* 77 (1998) 87–99.
- [9] O. H. Walliser, *Global events and event stratigraphy*, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1996.
- [10] W. Ziegler, C. A. Sandberg, The Late Devonian standard conodont zonation, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 121 (1990) 1–115.